Pr 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME XX

FASCICULE 3

L. MATILE

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE D'UN INSECTE DIPTÈRE CAVERNICOLE SPEOLEPTA LEPTOGASTER WINNERTZ (MYCETOPHILIDAE)

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
36, Rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1962

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Série A. Zoologie. Tome XX, fascicule 3. -- Pages 219 à 242

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE D'UN DIPTERE CAVERNICOLE SPEOLEPTA LEPTOGASTER WINNERTZ (MYCETOPHILIDAE)

par

L. MATILE

SOMMAIRE

Introduction 220

Morphologie

I. L'ADULTE 221
A) La tête 221
B) Le thorax 223
C) Les appendices thoraciques 226
1. Les pattes 226
2. Les ailes 226
— *articulation basale* 226
— *nervures* 228
— *variations alaires* 229
3. Les balanciers 230
D) L'abdomen 230
1. L'appareil génital mâle 230
2. L'appareil génital femelle 233

II. LA LARVE 234
A) La tête 235
B) Le corps 236

III. LA NYMPHE 238

Biologie

I. L'HABITAT 239

II. LES MŒURS 239

III. LA RÉPARTITION 240

IV. CONCLUSIONS 241

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Classée tout d'abord par WINNERTZ (1863) dans le genre *Polylepta*, EDWARDS a créé pour cette espèce (1925) le genre *Speolepta*, dont elle est le seul représentant.

FIG. 1. *Speolepta leptogaster* (Winn.), ♀.

Source : MNHN, Paris

Rare dans le domaine épigé, elle est assez fréquente dans le domaine souterrain, d'où proviennent tous les spécimens que nous avons étudiés. Bien que souvent mentionnées dans la littérature biospéologique, l'anatomie et la biologie de cet insecte sont mal connues, à l'exception de la larve, dont la morphologie et les mœurs ont fait l'objet de publications de M. CHEETHAM (1920) et surtout du R. P. Dr H. SCHMITZ (1912).

Nous essaierons donc dans ce travail de décrire succinctement les différents états de l'insecte, en insistant surtout sur l'adulte, qui n'a pas encore été étudié de manière détaillée, et de faire la somme des observations, réparties sur deux ans et demi, que nous avons pu réaliser *in vivo* au cours de plus d'une centaine d'explorations de grottes et carrières souterraines.

MORPHOLOGIE

1. L'ADULTE

A) La tête

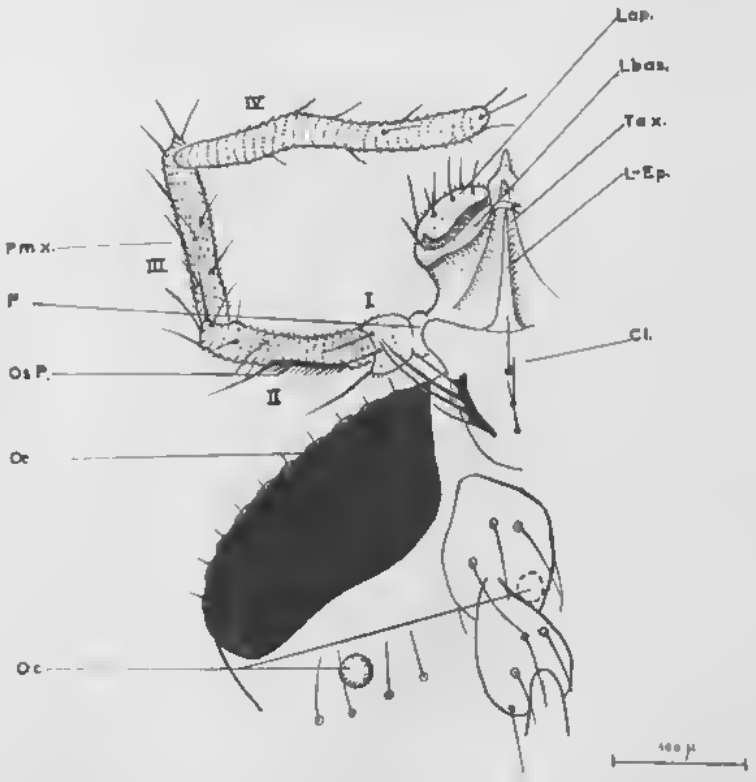

FIG. 2. Vue dorsale de l'appareil buccal. — Cl : clypeus ; Lap : labelle apicale ; Lbas : labelle basal ; L-Ep : labre-épipharynx ; P : palpifère ; Pmx : palpe maxillaire ; Oc : ocelles ; Oe : œil ; OsP : organe sensoriel du palpe ; Tax : tige axiale interne du labium.

Source : MNHN, Paris

Tête allongée, aplatie dorso-ventralement, placée sous le thorax. Occiput bordé par une collerette de soies. Yeux ovalaires, noirs, couverts de cils microscopiques. Trois ocelles en arc de cercle convexe en avant, l'ocelle médian plus petit que les deux externes, ceux-ci plus éloignés de la ligne médiane que de la marge oculaire. Antennes filiformes, de 2 + 14 articles chez le mâle, de 2 + 11 à 2 + 13 chez la femelle.

Le rostre est court. Le clypeus (fig. 2, Cl) porte à la face supérieure trois fortes soies médianes, et latéralement trois ou quatre autres soies réunies par la base. Il est soutenu antérieurement par un anneau faiblement sclérifié, en relation avec un groupe de sclérites inférieurs.

Les palpes maxillaires (fig. 2, Pmx) sont formés de cinq articles. Le stipes, ou palpifère (P), peu visible, assure l'articulation au sclérite maxillaire. Le deuxième article est globuleux, le troisième quatre fois aussi long que large, le quatrième six à sept fois, et le dernier douze à treize fois. Ces deux derniers articles sont pendants.

Le labium est composé de deux labelles de chaque côté, et d'une tige axiale interne (Tax). Les labelles basales (Lbas) sont peu épaisses et ne portent que de petites soies sur le bord externe. Les labelles apicales (Lap) sont au contraire globuleuses, et portent une dizaine de fortes soies.

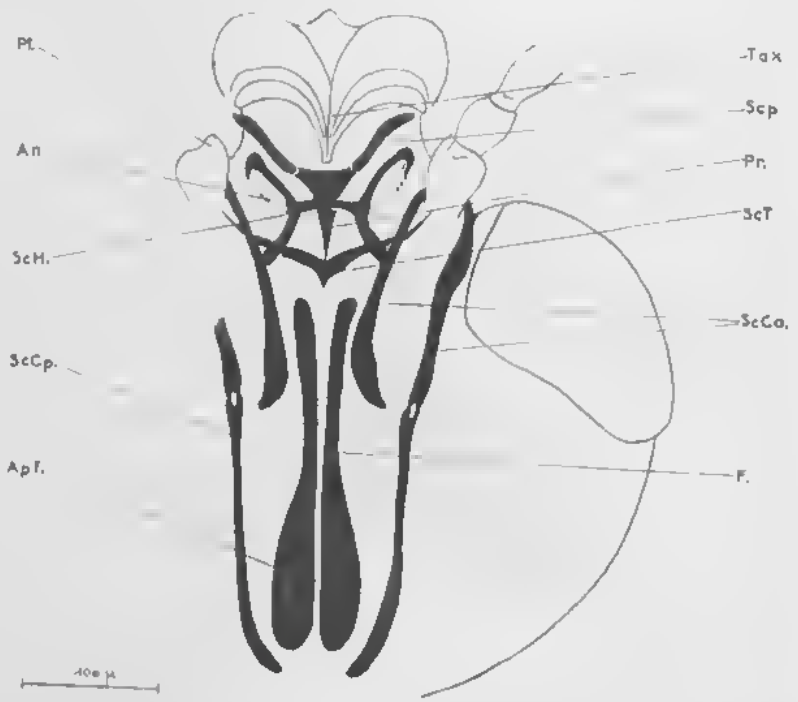

Fig. 3. — Vue ventrale des sclérites rostraux et céphaliques (schématique). — An. : anneau péri-clypéal ; Apf : apophyses fulcrales postérieures ; F : fulcrum ; Pf : palpifère ; Pr : prémentum ; ScCa : sclérites céphaliques antérieurs interne et externe ; ScCp : sclérite céphalique postérieur ; ScH : sclérite en H ; Scp : sclérite paraprémental ; Tax : tige axiale interne du labium.

Source : MNHN, Paris

Palpes maxillaires et labelles sont soutenus par des sclérites rostraux. Un seul, impair, entre en relation avec les palpes. C'est le « sclérite en T » de Gouin (chez *Tipula*). Chez *Speolepta*, la tige du T est réduite à une petite apophyse médiane de la traverse (fig. 3, ScT). Celle-ci s'articule au palpifère. De chaque côté de celui-ci s'articulent également 2 sclérites céphaliques antérieurs (ScCa), dont l'externe entre aussi en relation avec un sclérite céphalique postérieur (ScCp).

Les labelles sont soutenues par un épaississement sclérifié antérieur et interne de chacune d'elles, qui se rejoignent en une tige axiale interne (Tax) s'articulant au prémentum (Pr). Latéralement au prémentum, sont fixés deux sclérites arqués, les sclérites paraprémentaux (Scp).

En arrière du prémentum et du sclérite en T s'étend le fulcrum (F), en forme de gouttière. En arrière, ses bords, aplatis, s'élargissent et forment les apophyses fulcrales postérieures (Apf). Ventralement à l'ensemble formé par le prémentum et le sclérite en T, se trouve un sclérite impair en forme de H (ScH). Les extrémités antérieures de ses branches latérales se recourbent vers le haut et rejoignent le bord antérieur du rostre, complétant ainsi l'anneau périclypéal (An).

B) **Le thorax**

Le calus huméral porte trois ou quatre soies (fig. 4, 8). Séparé du calus huméral par une suture incomplète, le propleure se divise en deux parties : épisternum, ou propleure proprement dit (fig. 5, Ppl), et épi-

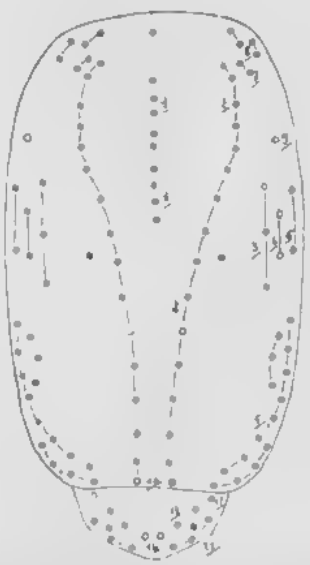

Fig. 4. — Chétotaxie schématique du thorax. 1 : acrosticales ; 2 : dorsocentrales; 3 : intraalaires ; 4 : supraalaires ; 5 : postalaires ; 6 : notopleurales ; 7 : posthumérales ; 8 : humérales ; 9 : présuturales ; 10 : préscutellaires ; 11 : latérales ; 12 : basales; 13 : discoïdales ; 14 : apicales.

Source : MNHN, Paris

mère (Ep), au-dessus de l'insertion de la première hanche. La procoxa (Pcx) est formée par l'épaississement et la réunion des bords inférieurs de l'épimère et de l'épisternum. Une soie propleurale, parfois une seconde, piliforme.

Le prosternum comprend deux sclérites : basisternum (fig. 6, BSt 1), divisé par une suture sagittale en deux anneaux incomplets entourant l'insertion de la première hanche, et furcasternum (FcSt 1), plus petit, triangulaire.

Le mésonotum, d'un brun-noir luisant, présente des traces de trois minces bandes longitudinales noires. Dix soies acrosticales petites, ne s'étendant pas au-delà du tiers antérieur du scutum (cf fig. 4, 1). Seize dorsocentrales (2) disposées en ligne oblique en bas et en dehors. Sclérites pleuraux bruns, sauf le ptéropleure. Anépisternite (ou mésopleure, fig. 5, Méspl) petit, mal délimité en haut, entrant en relation avec deux sclérites basalaires métathoraciques. Katépisternite (ou sternopleure, Stpl)

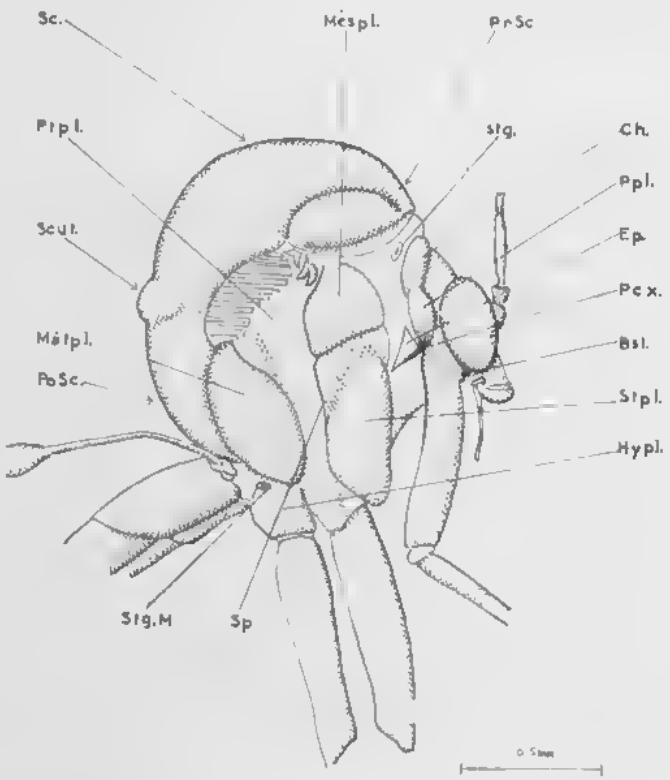

Fig. 5. — Vue latérale du thorax. — Bst : basisternum ; Ch : calus huméral ; Ep : épimère Hypl : hypopleure ; Méspl : mésopleure ; Métpl : métapleure ; Pcx : procoxa ; PoSc : postscutellum ; Ppl : propleure ; PrSc : préscutum ; Ptpl : ptéropleure ; Sc : scutum ; Scut : scutellum ; Sp : suture pleurale ; Stg : stigmate prothoracique ; Stg. M : stigmate métathoracique ; Stpl : sternopleure.

Source : MNHN, Paris

volumineux, extrémité inférieure saillante, s'intercalant entre les hanches antérieures et moyennes (voir fig. 5 et 6). Epimère (ou ptéropleure, Ptpl) peu cutinisé, jaunâtre, séparé de l'anépisternite et du sternopleure par la suture pleurale (Sp). Métapleure (Métpl) aussi développé que le sternopleure.

Mésosternum bien moins développé que le prosternum. Basisternum (fig. 6, BSt II) réduit, sans limites précises. Furcasternum (FcSt II) également petit, formé d'une petite apophyse transversale d'où se détachent les fourches sternales et d'une lame triangulaire longitudinale mince se détachant de la précédente.

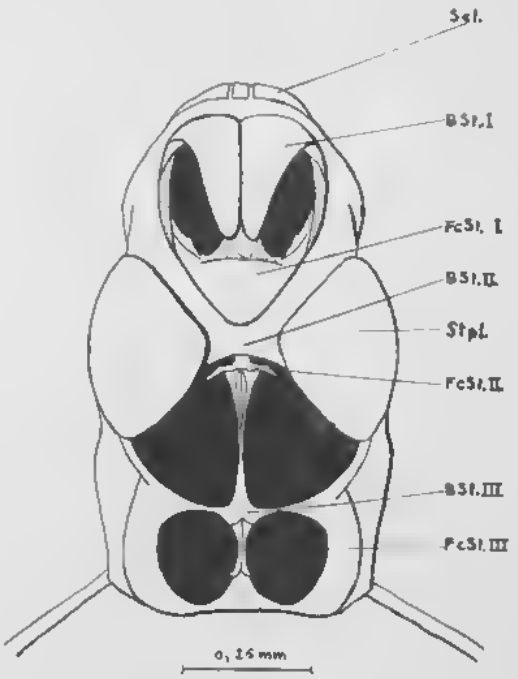

FIG. 6. — Vue schématique de la face sternale du thorax, hanches enlevées. — BSt : basisternum ; FcSt : furcasternum ; Scl : sclérite cervical ; Stpl : sternopleure.

Postscutellum (fig. 5, PoSc) nu, lisse, faiblement arqué. Hypopleure (Hypl) de petite taille, carré, en partie membraneux en haut et en arrière, où il porte le stigmate métathoracique (Stg M).

Métasternum encore plus réduit que le mésosternum. Basisternum (BSt III) sans limites latérales précises avec les pleures, présentant une apophyse antérieure triangulaire qui rejoint celle du mésofurcasternum. Furcasternum (FcSt III) mince, parcouru par une suture longitudinale médiane.

Source : MNHN, Paris

C) Appendices thoraciques

1) Les pattes

Pattes grêles, plus longues que le thorax et l'abdomen réunis. Hanches jaunes très développées, portant de nombreuses soies noires disposées sans ordre apparent sur la moitié antérieure des deux premières et la moitié postérieure de la dernière. Trochanters noirs, bien visibles. Fémurs allongés et robustes, jaunes avec de nombreuses soies noires serrées. Une rangée de fins macrochètes sur le bord antérieur. Tibias près de deux fois plus longs que les fémurs, portant chacun deux éperons jaunes. Protarses un peu plus courts que les tibias, article suivant (2e) trois fois plus court. Les trois derniers articles sont chacun environ deux fois plus courts que celui qui les précède.

2) Les ailes

Les ailes sont grandes, larges, aussi longues (femelle) ou plus longues (mâle) que l'abdomen. Entre le thorax et les nervures qui soutiennent l'aile, la liaison est assurée par un certain nombre de sclérites alaires, ou ptéralia. Ceux-ci ont été peu étudiés chez les Mycétophiles, et la littérature les concernant est pratiquement inexistante pour cette famille.

Articulation basale (fig. 7)

Les sclérites axillaires sont théoriquement au nombre de quatre chez les Diptères. En fait, ils peuvent se diviser en plusieurs pièces, et certaines parties de la membrane basale de l'aile peuvent de plus présenter des chitinisations secondaires.

Premier sclérite (sclérite thoracique, 1 ax) allongé en forme de « boomerang ». L'une de ses branches semble entrer en relation avec la nervure sous-costale (Sc), mais son trajet est couvert en partie par un repli en écaille de la membrane se détachant de la partie basale de la nervure costale (C). L'autre s'articule avec le deuxième sclérite basalaire métathoracique (Sc bas).

Le deuxième sclérite (radio-médian, 2 ax) dépend théoriquement des nervures radiale (R 1) et médiane (M). En fait, cette association n'est réalisée que par ses relations avec le « complexe intermédiaire » (3 ax, a b c).

Troisième sclérite complexe, (sclérite intermédiaire, ou plaque deltoïde, 3 ax) divisé en plusieurs pièces. La plus importante, le sclérite intermédiaire central (3a) présente des apophyses articulaires pour les deux autres, ainsi que pour les 2e et 4e sclérites axillaires. Lors des mouvements de l'aile, l'apophyse articulaire avec ce dernier (4a) tourne autour du sclérite, qui reste fixe. Une apophyse chitineuse faible se détache également du sclérite intermédiaire central vers le cordon alaire (Ca). Le

Source : MNHN, Paris

deuxième sclérite intermédiaire (3b) assure la liaison de la plaque deltoïde avec la plaque médiane antérieure (Pma). Le troisième est réduit et entre en relation avec le bord externe du radio-médian.

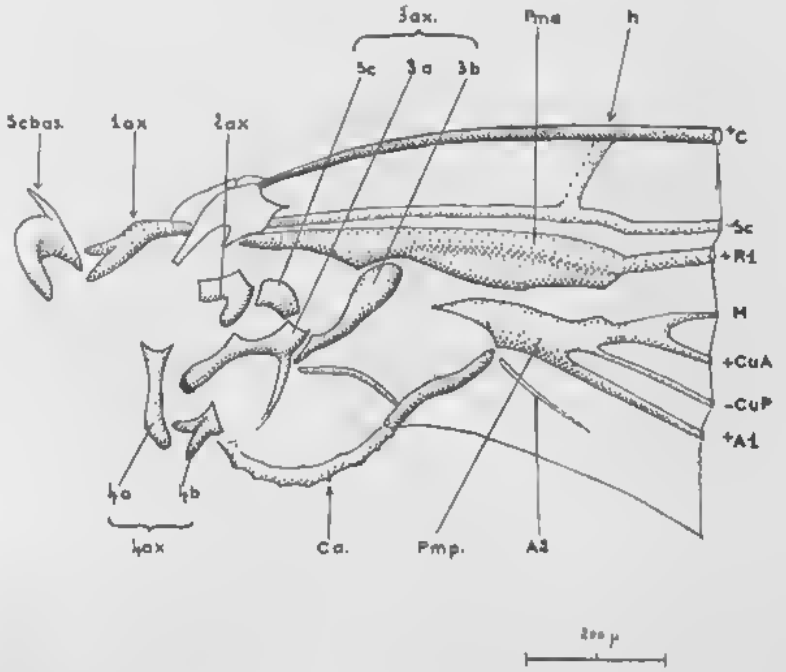

FIG. 7. — Base de l'aile. — 1, 2, 3, 4 ax : sclérites axillaires ; Ca : cordon alaire ; h : transverse humérale ; Pma : plaque médiane antérieure ; Pmp : plaque médiane postérieure ; Scbas : sclérite basalaire.

Le quatrième sclérite axillaire (sclérite anal, 4 ax) est divisé en deux parties. La première (4a) est fixe et s'articule avec le sclérite intermédiaire central ; la deuxième (4b), mobile, semble servir d'intermédiaire entre le thorax et le cordon alaire.

Ce dernier est bien marqué. Il suit d'abord le bord de l'alule, où il porte de longues soies, puis, mieux sclérifié, relie l'alule à la plaque médiane postérieure (Pmp), réalisant ainsi la seule liaison directe entre celle-ci et les sclérites axillaires.

La plaque médiane antérieure, la plus longue, donne naissance à la nervure radiale. Fortement convexe, large, elle porte une série de macrochètes, plus nombreux vers la base de l'aile, diminuant en nombre et en taille en sc rapprochant de la naissance de la radiale. La plaque médiane postérieure est plus petite, noircie, dépourvue de ciliation. Elle donne successivement naissance, de dedans en dehors et d'arrière en avant, aux nervures anale 1, cubitale postérieure, cubitale antérieure et tronc commun des médianes.

Source : MNHN, Paris

Nervures

La nervation de l'aile a été étudiée en éclairage oblique, de façon à pouvoir distinguer nervures convexes, ou hautes, et concaves, ou basses. En règle générale, les nervures radiale antérieure, cubitale antérieure et le groupe des anales sont convexes, et les sous-costale, médiane postérieure et cubitale postérieure sont concaves.

Costale (fig. 8, C) dépassant légèrement l'extrémité de la nervure médiane. Sous-costale (Sc) faible, se divisant en deux branches, Sc 1 et Sc 2 vers la moitié du premier segment radial. Sc 1 se terminant librement un peu avant la cellule radiale, Sc 2 très courte, parfois punctiforme. La sous-costale est reliée d'autre part à la costale par une transverse oblique, la transverse humérale (h).

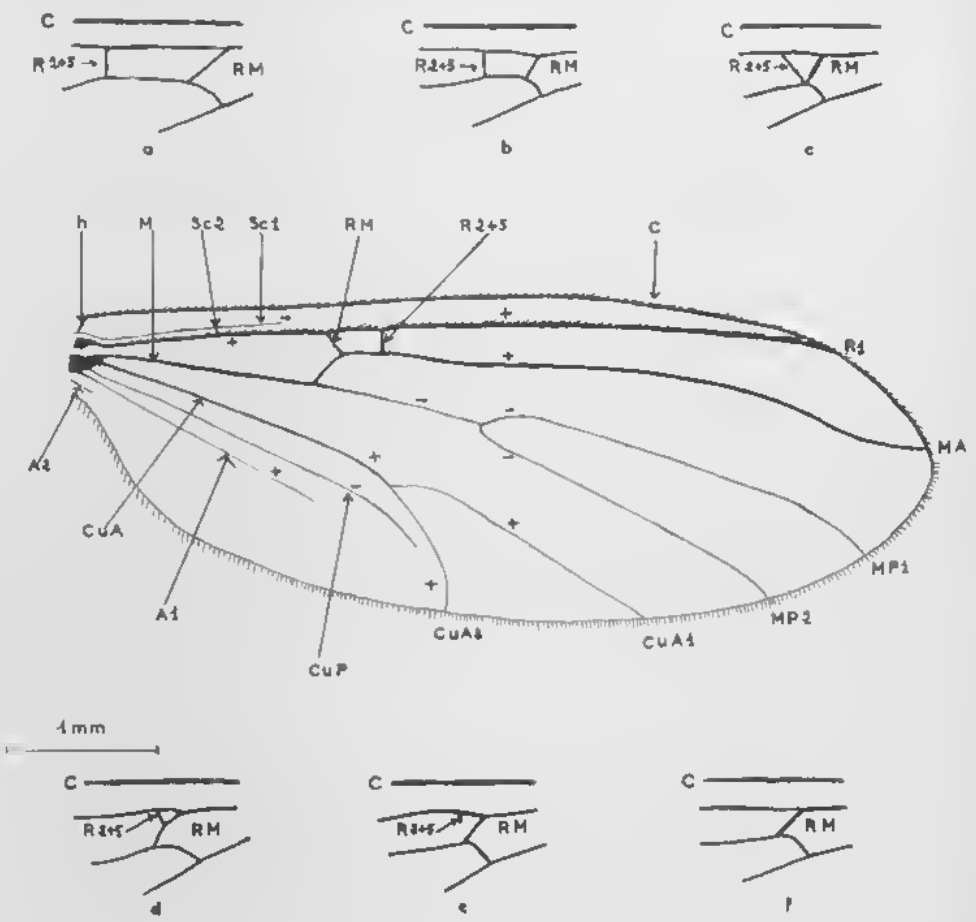

Fig. 8. Aile et variations alaires.

Source : MNHN, Paris

La nervure suivante, convexe, doit donc représenter la radiale antérieure (R 1). Prenant naissance de la plaque médiane antérieure, elle s'étend jusqu'au dernier quart de l'aile, où elle rejoint la costale. A sa base, une série de soies bien visibles. Le reste des radiales est représenté par la nervure transverse formant la limite externe de la cellule radiale, qui doit être donc numérotée R 2 + 5. La cellule radiale subit d'importantes variations, qui peuvent aller jusqu'à sa disparition totale. Elles feront l'objet d'un paragraphe spécial.

La médiane comprend un tronc commun se divisant en deux branches. Le tronc commun se détache de la plaque médiane postérieure, et se prolonge jusqu'à un peu avant la cellule radiale. La branche antérieure (MA), convexe, représente la totalité du secteur médian haut. Elle décrit dans le dernier tiers de l'aile une courbe convexe en avant, mais sa sinuosité est beaucoup moins accentuée que chez les *Polylepta*. La branche postérieure (MP), concave, se divise vers la moitié de l'aile pour former la fourche médiane, dont les deux branches, MP 1 et MP 2, ne divergent que très légèrement, à leur extrémité apicale. MP1 et MP2 portent une ciliation d'étendue variable, pouvant disparaître chez certains spécimens.

Le groupe des cubitales comporte deux branches également. La première, convexe, forme la fourche cubitale (CuA 1, CuA 2), un peu avant la naissance de la fourche médiane. La fourche cubitale est ciliée sur toute sa longueur, et fortement divergente à son extrémité. La cubitale postérieure, concave, naît de la plaque médiane postérieure indépendamment de la cubitale antérieure, c'est un pli peu distinct (CuP), qui suit le trajet du pétiole de la fourche cubitale.

La nervure anale A 1, convexe, suit le parcours de CuP, et se termine bien avant elle. Quant à la deuxième anale (A 2), elle est réduite à l'état de trace.

Variations alaires

A l'exception d'un spécimen où la nervure MP 1 s'arrête aux 2/3 de sa longueur normale, toutes les variations observées se rapportent à la cellule radiale, classiquement décrite comme triangulaire. La présence de variations a déjà été signalée par WINNERTZ lui-même (1863), et DE MAN (1884) signale un cas de nervation anormale ; le dessin donné par EDWARDS (1925) est d'ailleurs légèrement atypique, et se rapproche de celui de la figure 8 d, mais aucune étude détaillée n'a été entreprise jusqu'ici.

Les anomalies peuvent se présenter sur l'une ou l'autre des ailes, ou sur les deux. Elles se ramènent essentiellement à un déplacement de la radiale basse R 2 + 5 entre les deux nervures qui l'encadrent. Tout se passe comme si R 2 + 5 se rapprochait progressivement de la transverse, jusqu'à être totalement ou partiellement résorbée. Les dessins de la figure 8 représentent les principaux types de cellules rencontrés, les cas 8a et f étant connus respectivement de un et de deux spécimens. On

Source : MNHN, Paris

voit que le stade final de l'évolution est la disparition totale de la nervure radiale basse, cas réalisé dans de nombreux genres de Mycétophiles. Une étude statistique sommaire permet de préciser que la cellule triangulaire, telle qu'elle est décrite par les auteurs, n'est pas, et de loin, la plus fréquente. Il semble donc bien que ce soit la forme quadrangulaire qui représente la normale. J'ai eu l'occasion d'examiner un spécimen reçu de Suisse (Grotte des Crosses, Valais, via Aellen), et correspondant à ce type, ce qui n'est pas en faveur de l'hypothèse d'une simple variation géographique. Il faut noter également que les femelles sont moins sujettes aux variations que les mâles. Enfin, une proportion non négligeable de spécimens des deux sexes représente les individus « mixtes », possédant une aile de chaque type.

Le tableau suivant résume ces faits. Les pourcentages sont calculés à partir d'une soixantaine de spécimens, compte tenu de quelques exemplaires ne pouvant entrer dans les catégories définies (cf fig. 8, e, f).

	Mâles	Femelles
Type cellule rectangulaire	52,5%	85,7%
Type cellule triangulaire	14,2%	4,7%
Type « mixte »	32,1%	9,5%

3) Les balanciers

Balanciers longs, bien développés, s'insérant sur une partie membraneuse de l'anneau pleurosternal métathoracique au moyen de deux très petits sclérites noirs. Ceux-ci semblent être en relation avec deux autres sclérites, moins bien chitinisés, qui forment deux replis en écaille à la base du scabellum. Pédicelle grêle, porteur de forts macrochètes. Capitule bruni, également muni de longues soies sensorielles.

D) L'abdomen

Abdomen grêle, brun, de 5 à 6 fois plus long que le thorax chez le mâle, plus court chez la femelle. Premier segment plus court que les suivants, sternite réduit ; une couronne de très longues soies sub-basales. Deuxième près de deux fois aussi long que le premier, les trois suivants subégaux, VI, VII et VIII décroissant en longueur, le VIII subissant des modifications d'importance variable suivant qu'il s'agit d'un mâle ou d'une femelle. Tous les segments portent des macrochètes clairsemés, plus petits vers la marge apicale.

I. Appareil génital male (fig. 9 et 10).

Il est remarquable par le fait qu'il a subi une torsion de 180° après l'éclosion de l'imago. De tels hypopyges « inversés » sont de règle chez les Culicides, les Dixides, les Psychodides, ainsi que dans quelques genres

Source : MNHN, Paris

et espèces d'autres familles (Asilides, Bombyliides, Limnobiides). Chez les Mycetophilides, cette structure n'a jusqu'ici été signalée que du genre *Diadocidia*.

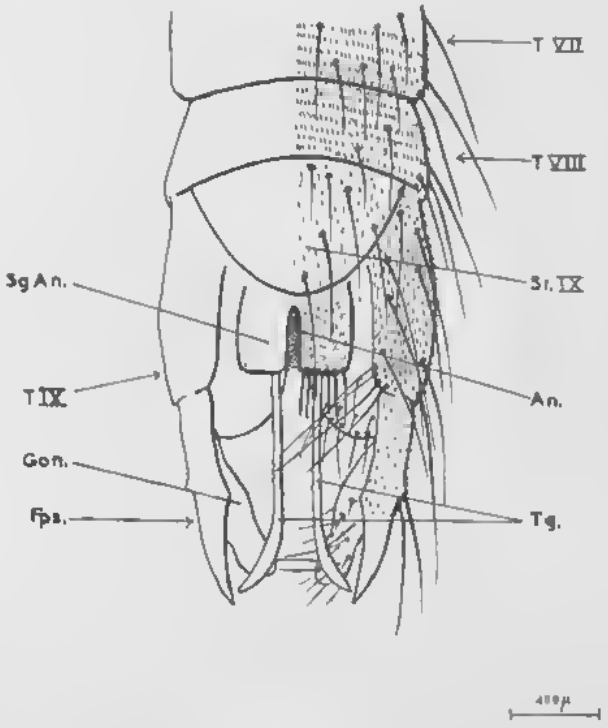

FIG. 9. — Appareil génital mâle, face dorsale. — An : anus ; Fps : forceps ; Gon : gonapophyse ; SgAn : segment anal (tergite et sternite X) ; St IX : sternite IX ; T VII, VIII, IX : tergites ; Tg : trigonapophyses.

Cette inversion se signale chez *Speolepta* par deux caractères anatomiques principaux : position ventrale des forceps, et position dorsale de l'anus par rapport à l'orifice génital. Elle est prouvée par le croisement dans l'abdomen de l'intestin et du tube génital.

Le neuvième segment est composé d'une pièce ventrale et d'une pièce dorsale, soit respectivement, étant donné l'inversion, le tergite et le sternite IX. Sternite IX en forme de lame semi-circulaire, dont le bord antérieur est recouvert par le tergite VIII et le bord postérieur recouvre la base du cône anal. Tergite IX beaucoup plus développé, fortement concave en haut. Ses bords se recourbent vers la ligne médiane, formant un étroit rebord sensiblement horizontal portant de forts macrochètes. Son bord postérieur est arrondi latéralement en deux lobes ciliés, et fortement échancré au milieu, formant l'émargination cercale, ouverte dans une saillie interne du fond du 9e tergite. Cette saillie est limitée

Source : MNHN, Paris

en avant et sur les côtés par l'insertion de la membrane basale du pénis.

Du 9e segment, dépendent les forceps et les gonapophyses. Forceps (fig. 9 et 10, Fps) étroits et allongés, en forme d'accent circonflexe largement ouvert. A la hauteur de l'angle ainsi formé, une saillie du bord externe porte deux soies longues et robustes qui dépassent l'extrémité des forceps. Les gonapophyses sont logées dans la face interne, concave,

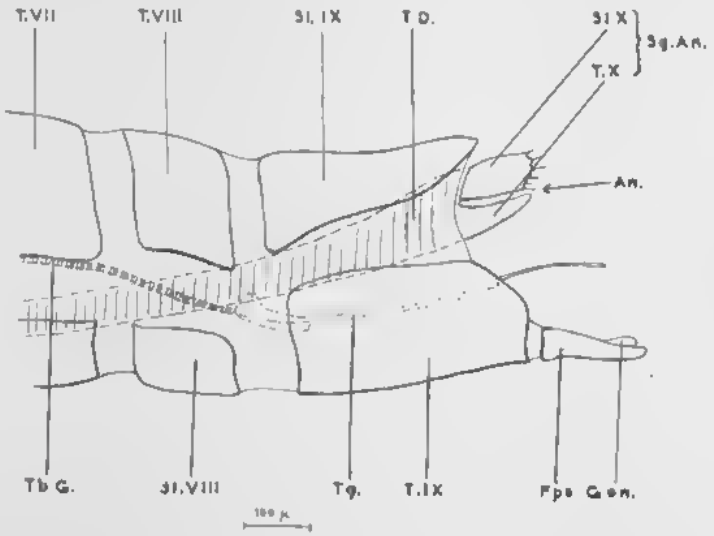

Fig. 10. - Appareil génital mâle, vue latérale schématique. - Lettres comme sur la figure 9 ; TbG : tube génital ; TD : tube digestif.

des forceps. Elles sont en grande partie membraneuses, et portent des soies sensorielles fines disposées irrégulièrement sur leur moitié postérieure.

Le pénis et ses dépendances forment un ensemble complexe en grande partie interne. Le pénis est un tube allongé, élargi en V à son extrémité antérieure. Le sommet des branches de ce V est relié au bord interne de l'entonnoir paraphallique, assurant ainsi la suspension du pénis à ses dépendances, les trigonapophyses et le paraphallus. Ce dernier a la forme d'un entonnoir très ouvert en haut et en dedans, dont le bord externe est bien plus fortement chitinisé que le reste. Les entonnoirs droit et gauche sont reliés sur la ligne médiane par une apophyse se détachant du bord interne. Les trigonapophyses (Tg) sont deux très longues languettes qui s'étendent de l'entonnoir paraphallique à l'extrémité des forceps, partiellement soudées au paraphallus. Elles naissent au niveau du paraphallus par une boucle sclérifiée tordue dans un plan oblique en bas et en dehors. Très longues, minces et aplaties, elles s'élargissent et se recourbent légèrement en dehors à leur extrémité. Pénis et dépendances sont soutenus par un ensemble de selérites et de membranes : apodème du pénis, thèque et membrane basale, dépendant toutes du tergite IX.

Source : MNHN, Paris

Le segment anal forme un cône (SgAn) logé entre le sternite IX et le rebord horizontal du tergite IX. Il correspond au 10e segment abdominal. Chacune des deux pièces du cône est fortement échancrée sur la ligne médiane. La pièce supérieure (sternite X) est de plus bordée de fortes soies. Le tube digestif (fig. 10, TD) se termine par l'anus à ce niveau, venant ainsi se placer en position dorsale, le tube génital accomplissant le trajet inverse (cf fig. 10, TbG). Le croisement s'effectue à la hauteur du 7e ou du 8e segment, et constitue la preuve définitive de la rotation de 180° par l'appareil génital (il faut remarquer que la figure 10 a été dessinée d'après un exemplaire préparé au carmin acétique, d'où la distension des membranes).

2. Appareil génital femelle (fig. 11 et 12).

Contrairement à ce qui se passe chez le mâle, le 8e segment est chez la femelle profondément modifié, surtout en ce qui concerne son sternite. Il est fendu sur une grande partie de sa longueur, les bords de cette fente étant soulevés en deux lobes semi-circulaires, les gonapophyses (fig. 12,

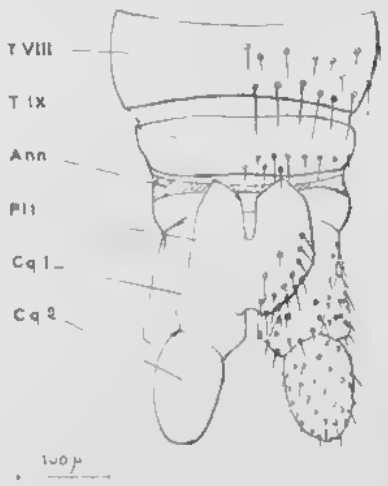

Fig. 11. — Appareil génital femelle, face dorsale. — Ann : anneau de soutien du dixième segment ; Cq 1 et 2 : cerques ; Plt : plaque tergale du dixième segment.

Gon.). Leur bord est dentelé par l'insertion de fortes soies qui s'entrecroisent sur la ligne médiane. Dans l'échancrure comprise entre les gonapophyses se trouve l'orifice génital (OG). En avant de cette ouverture, on peut distinguer les spermathèques

Tergite IX en forme d'anneau incomplet, sternite réduit, sub-membraneux, semi-circulaire, inséré dans l'échancrure des gonapophyses.

Segment X complexe, porteur de nombreuses dépendances. En avant, un anneau noir, fortement cutinisé (fig. 11, Ann). Dorsalement, une plaque tergale (Plt) porteuse de forts macrochètes, est comprise entre les

Source : MNHN, Paris

deux premiers articles des cerques. Ceux-ci sont aplatis longitudinalement (sur la fig. 11, ils sont dessinés aplatis, tels qu'ils se présentent en préparation microscopique). Les deux articles (Cq 1 et 2) sont couverts de soies sensorielles. Enfin, ventralement, une plaque sternale (fig. 12,

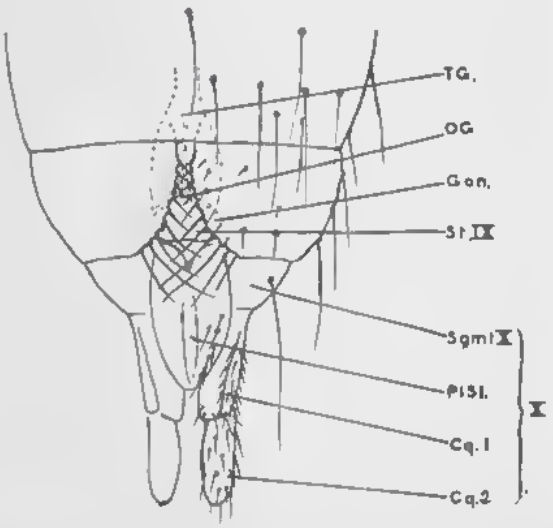

Fig. 12. — Appareil génital femelle, face ventrale. — Cq 1 et 2 : cerques ; Gon : gonapophyses ; OG : orifice génital ; P l S t : plaque sternale ; Sgmt X : segment X ; segment X ; TbG : tube génital.

PlSt) appartient aussi au segment X. Elle est parcourue par une dépression membraneuse profonde, bordée de chaque côté par une série de fortes soies. Les deux lobes ainsi déterminés correspondent aux styles, et servent à guider les œufs lors de la ponte.

Plusieurs femelles gravides ont été trouvées en diverses cavités. Les œufs, longs d'une vingtaine de microns, ne portent aucune ornementation sur la coque. Le tube génital en contient en général de cinquante à soixante.

II. LA LARVE

L'anatomie de la larve de *Speolepta leptogaster* a déjà fait l'objet d'un important travail du R. P. Dr Schmitz (1911). Cette étude étant très complète, je me bornerai à donner ici un bref aperçu de la morphologie, en insistant surtout sur l'appareil céphalique.

Source : MNHN, Paris

A) **La tête** (Fig. 15, A et B)

C'est une capsule chitineuse un peu plus longue que large, percée de deux orifices : bouche et foramen occipital. Ce dernier, en forme de cœur, est presque entièrement situé à la face inférieure (B, Occ). Il porte deux apophyses dirigées en dedans, que Schmitz assimile à un tentorium rudimentaire. Les orifices buccal et occipital, proches sur la face ventrale, sont séparés par une plaque mince représentant la suture longitudinale de déhiscence. Deux autres sutures, dorsales (A, Sf), délimitent la plaque frontale (Pf), ou clypeofrons.

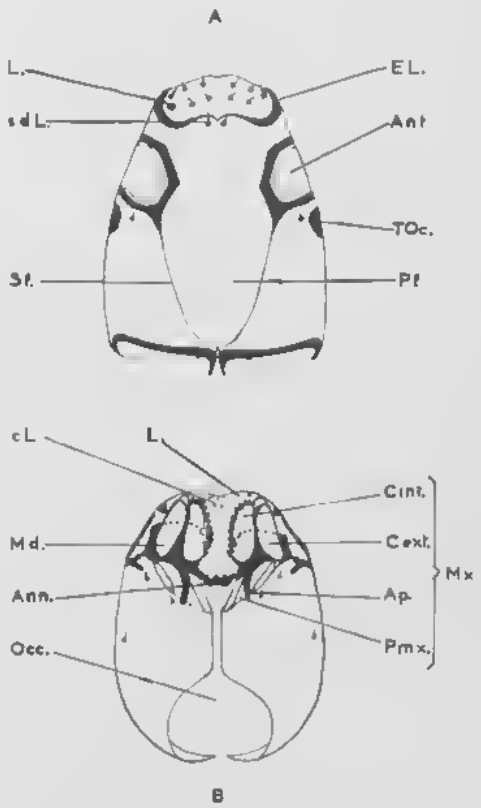

Fig. 13. — Larve, faces dorsale (A) et ventrale (B) de la tête (terminologie de Schmitz.) — Ann : anneau vertical du labium ; Ant : antenne ; Ap : apophyse postérieure ; C ext. et int. : calssons externe et interne de la maxille ; cL : cercles du labre ; EL : étrier du labre ; L : labre ; Md : mandibule ; Mx : maxille ; Occ : foramen occipital ; Pf : plaque frontale ; Pmx : plaque maxillaire ; SdL : soles dorsales du labre ; Sf : suture frontale ; TOc : tache oculaire.

Source : MNHN, Paris

Les cupules antennaires sont entourées d'un fort anneau chitineux, d'où se détache en avant et en dehors une apophyse robuste s'articulant avec le condyle supérieur de la mandibule, et représentant probablement le « phragme antennaire » de GOUIN. Les antennes (A, Ant) sont très peu développées, limitées par une pellicule transparente bombée en verre de montre. En arrière, se trouvent les taches oculaires fonctionnelles (A, TOc).

Labre (L) bien développé, charnu, soutenu par une armature chitineuse en forme d'étrier (A, EL). Trois sortes d'organes sensoriels : deux paires de soies dorsales (A, sdL), cinq paires d'épines courtes, et des cercles clairs de nature imprécise sur la face ventrale (cL).

Mandibules (B, Md) recouvertes par le labre et les maxilles. Elles comprennent trois parties : corps, marge et lacinia. Le corps porte 2 condyles dans sa moitié antérieure. A sa partie postérieure et externe, s'insère le muscle adducteur ; le rétracteur s'insère à l'angle postéro-externe. La partie marginale, interne, est formée de cinq grosses dents superposées. La lacinia, en forme de coin, frangée de longues soies fines, se trouve entre les plus postérieure des dents marginales et la plaque d'insertion de l'adducteur. D'après SCHMITZ, les mandibules servent à arracher les particules alimentaires de la paroi de la caverne. Ses observations *in vivo* montrent qu'elles s'ouvrent lentement, et se referment brusquement, « comme des ressorts ».

Les maxilles ferment la cavité buccale sur la face inférieure. Bien développées, elles comprennent trois parties réunies par la base : caisson externe (B, C ext), caisson interne (C int), porteur de nombreuses petites soies sur son bord interne, et apophyse postérieure (Ap), recouverte ventralement par une plaque quadrangulaire transparente, la plaque maxillaire (PMx), dont les bords interne et externe sont épaissis en baguette.

Labium rudimentaire, dissimulé sous les autres pièces buccales. Il est soutenu par un système complexe de baguettes chitineuses, dont une partie est visible entre les plaques maxillaires. C'est un anneau vertical (B, Ann) courbé en épingle à cheveux, et échancré par le canal d'accès de la glande salivaire. La structure de cet appareil (sans doute l'hypopharynx) a été très bien représentée par SCHMITZ. Schématiquement, on peut le comparer à deux épingles à cheveux dont l'inférieure serait perpendiculaire à la supérieure et soudée à elle vers son milieu. L'« épingle » supérieure a ses deux extrémités fortement redressées en haut, et ses deux branches se joignent au sommet par l'intermédiaire d'un organe musculeux en brosse, que SCHMITZ appelle la « langue ».

B) **Le corps** (Fig. 14)

Recouvert d'un tégument fin et transparent, il comporte trois segments thoraciques et dix segments abdominaux. La tête est souvent

Source : MNHN, Paris

rétractée en totalité ou en partie dans le 1er segment thoracique. A son bord postérieur, se trouve la paire de stigmates fonctionnels prothoraciques (Stg). La larve est donc propneustique, comme chez *Polylepta*, ce qui est rare chez les Mycétophiles. Les segments méso et métathoraciques sont un peu plus grands. Le troisième renferme le procentricule. Chez les larves âgées, les disques imaginaux sont visibles (D Im).

Les segments abdominaux sont de deux types. Les sept premiers augmentent progressivement de longueur. Sauf le I, ils comprennent

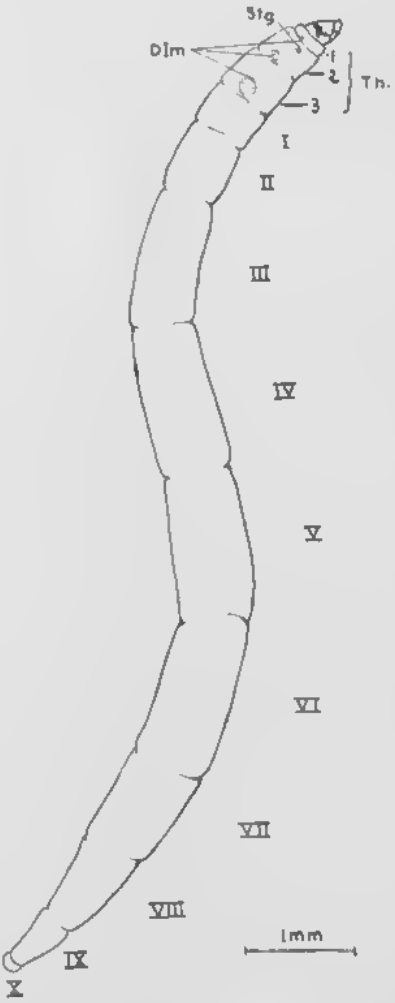

FIG. 14. — Larve de 10 mm. — DIm : disques imaginaux ; Stg : stigmate prothoracique ; 1, 2, 3 Th : segments thoraciques ; A, II, ... X : segments abdominaux.

Source : MNHN, Paris

deux parties : antérieure, locomotrice, pourvue de muscles cutanés longitudinaux et transversaux, et de rangées de minuscules épines chitineuses (organes sensoriels ?), et postérieure, plus grande, lisse, renfermant des lobes graisseux, sans rôle dans la locomotion. Les trois derniers segments deviennent rapidement de plus en plus courts et étroits. Le IX est en partie rétracté dans le VIII, et le X l'est complètement, en doigt de gant, dans le IX (du moins sur le vivant). Le segment X porte l'anus, en position centrale.

III. LA NYMPHE

Nymphe libre (fig. 15), suspendue à la paroi de la grotte par un fil. Antennes (Ant) recourbées autour des yeux, se prolongeant ensuite entre les ailes et les pattes. Celles-ci (PA) sont appliquées sur la partie sternale

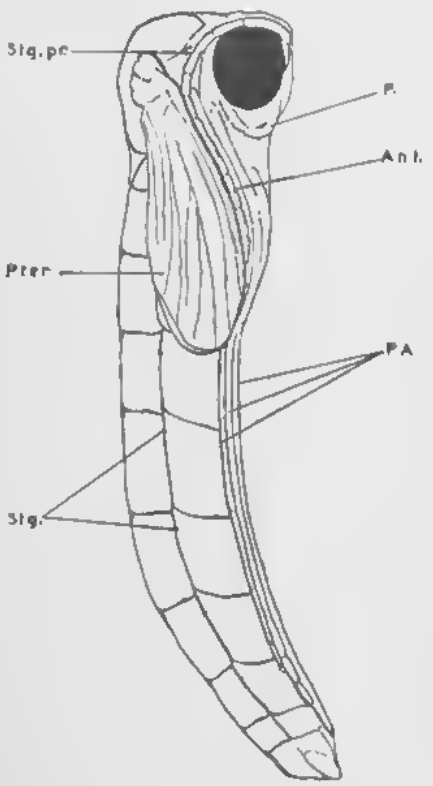

Fig. 15. — Nymphe. — Ant : antennes ; P : palpes ; PA : pattes ; Stg. pr : stigmate prothoracique ; Stg : stigmates abdominaux.

du thorax et la face ventrale de l'abdomen. Ptérothèque (Pter) libre sur toute sa longueur, indépendante de l'abdomen. Un stigmate prothocique (Stg pr) et six stigmates abdominaux (Stg) sur les segments II à VIII.

Source : MNHN, Paris

BIOLOGIE

I. HABITAT

Speolepta leptogaster a été trouvé aussi bien dans les cavités souterraines artificielles que dans les grottes. Trois conditions importantes règnent dans ces milieux. L'obscurité est la première qui vienne à l'esprit. En fait, elle ne joue pas un très grand rôle en ce qui concerne *Speolepta*. La majorité des cavités souterraines possède des entrées suffisamment larges pour entretenir dans les premiers mètres une zone de pénombre. C'est là que l'on rencontre le plus de spécimens. Larves et adultes s'enfoncent rarement très profondément sous terre, mais ceci tient probablement à la plus grande abondance de nourriture disponible aux entrées. J'ai rencontré des larves en zone d'obscurité totale, à plus d'une centaine de mètres de l'ouverture de la grotte, et il semble que le facteur limitant à leur répartition sous terre soit plutôt un seuil d'éclairement qu'un seuil d'obscurité.

Deux autres conditions sont plus importantes. Dans nos régions, la température ne varie pas de plus de quelques degrés autour d'une moyenne de 10-12°. Le taux de l'humidité de l'air est toujours voisin de 100%. De plus, l'air des grottes est le plus souvent très calme. Les cavités de type « trou souffleur » sont généralement quasi azoïques. L'ensemble de ces conditions est sans doute la cause de la constance de la reproduction sous terre de *Speolepta leptogaster*. Il semble certain également que les conditions extérieures seraient peu favorables aux fragiles larves de *Speolepta*.

II. MŒURS

La larve tisse une toile lâche, composée d'un fil principal horizontal sur lequel elle se tient, soutenu par les fils plus minces et beaucoup plus courts formant un réseau irrégulier. Ces fils sont couverts de goutelettes de condensation. La toile est tissée entre des aspérités de la paroi, coulée stalagmitique ou fissure entre les pierres, ou bien fréquemment à la face inférieure de celles-ci (quand elles appartiennent à la paroi). Trois hypothèses ont été envisagées quant à la nutrition de la larve. D'après Enslin la larve serait carnivore, et dévorerait les proies prises dans sa toile. Cependant, on ne signale pas dans la littérature de cas de débris trouvés dans la toile. J'y ai vu une fois une *Leptocera* desséchée, mais elle était intacte. Surtout, la larve est très peu mobile et semble incapable de quitter le fil principal de sa toile, même si on la stimule avec une pince de chasse, par exemple. Dans ces conditions, seules pourraient lui être utiles les proies tombant directement sur sa toile, et l'on se heurte à la première objection. On a aussi classé la larve parmi les guanobies (Jeannel). Il est très probable que l'animal se nourrit parfois de guano quand il en trouve sur les parois, mais ce cas est loin d'être le plus fréquent. Ce

Source : MNHN, Paris

genre de nourriture est en tout cas exclu en ce qui concerne les larves situées dans de petites anfractuosités, ou à la face inférieure d'une pierre saillante. L'hypothèse la plus probable (Schmitz, Lehuth) est qu'elle mange les microorganismes divers, Algues, Bactéries ou Champignons, qui recouvrent les parois des cavités souterraines. Les Algues notamment sont abondantes dans toute la zone de pénombre, ainsi que les moisissures. Les Bactéries sont communes partout ; le *Parabacterium speleï*, par exemple, est un élément constant de la flore cavernicole. Des spores de champignons peuvent aussi se trouver en zone obscure (p. ex. *Mucor* et *Penicillium* trouvés par Caumartin et Renault dans le « mondmilch »). Toutes ces particules alimentaires peuvent être arrachées aux parois par la fermeture brusque des mandibules (Schmitz). La nutrition doit également être facilitée par le fait que bon nombre de microorganismes doivent se trouver en suspension dans les gouttelettes de condensation.

On ne connaît pas le mode de vie des premiers stades. La larve doit cependant mener une vie libre après l'éclosion, au moins pendant le tissage de la toile. Il n'est pas impossible que la constance de la température et le taux élevé de l'humidité contribuent à réduire de beaucoup la durée de vie de ce premier stade, ce qui expliquerait, conjointement à sa petite taille, que les biospéologues ne l'aient pas encore capturé.

La nymphose a lieu à l'endroit où se tient la larve. La nymphe est suspendue à un fil, la tête en bas, comme celle des *Leptomorphus*. L'éclosion se produit selon le mode habituel chez les Nématocères, par une fente dorsale, le thorax le premier, puis la tête, les ailes, et enfin les longues pattes.

Les adultes sont très peu mobiles même dérangés par le doigt. Il est rare de les voir en vol et celui-ci est très lent et très court. L'accouplement a lieu sur les parois, et semble d'assez longue durée. La femelle est posée sur la paroi, le mâle s'y accroche par la partie terminale de l'abdomen, dans son alignement. Quelques femelles gravides ont été rencontrées, mais la question des lieux de ponte n'a pas été résolue. D'après Schmitz, la ponte se produirait sur les parois, près des entrées, car c'est là que se trouvent le plus de larves.

III. REPARTITION

Speolepta leptogaster est très répandu dans les grottes de toute l'Europe et a même été rencontré dans certaines cavités d'Amérique du Nord (Indiana). Ses captures dans les cavités souterraines artificielles sont plus rares, sans doute parce que ces dernières sont moins prospectées.

Jusqu'ici, l'espèce a été signalée des pays suivants d'Europe : Allemagne, Angleterre, Autriche, Belgique, Grèce (Macédoine), Hollande, Espagne, Irlande (?), Italie, Suisse, Tchécoslovaquie, Yougoslavie. En France, on la connaissait des départements suivants : Ariège, Haute-Garonne, Vosges, Yonne. Nos recherches ont ajouté quatre départe-

Source : MNHN, Paris

ments de l'Ouest : Loire-Atlantique, Mayenne, Morbihan, Sarthe, ainsi qu'une capture (A. Rousset) effectuée en Côte-d'Or. Enfin, Bezzi et Jeannel signalent des exemplaires d'Algérie (Constantinois).

IV. CONCLUSIONS

Le contraste est frappant entre les très rares captures de *Speolepta leptogaster* dans le milieu épigé (moins d'une douzaine en cent ans) et les nombreuses cavités habitées par cet Insecte. Seuls des adultes ont été capturés en dehors des grottes, et il n'est pas exclu que ces captures représentent des individus en transit d'une cavité à l'autre. Il est bien évident en effet que ceux-ci doivent les quitter au moins occasionnellement, puisque des cavités artificielles relativement récentes sont colonisés.

La plupart des auteurs classent *Speolepta* parmi les troglophiles. Cette catégorie de biotes est extrêmement large, et comprend des individus de mœurs très différentes. Il s'agit d'animaux qui se rencontrent très fréquemment dans les grottes, qui s'y reproduisent, mais que l'on trouve aussi à l'extérieur. L'insecte présente toutefois certains caractères d'adaptation. C'est ainsi qu'il se reproduit toute l'année. Schmitz a également capturé cinq larves possédant des ocelles dépigmentés, et une sixième représentant un terme intermédiaire entre ces dernières et les individus normaux.

Cependant, de telles captures ne représentent qu'un très faible pourcentage, et si l'on peut trouver à toute époque de l'année des larves et des nymphes, il n'y en a pas moins un net maximum au printemps. Dans ces conditions, la dénomination actuelle de troglophile semble justifiée. Rappelons toutefois que la répartition méridionale de cette espèce, selon Jeannel, pourrait être l'indice d'un recul progressif vers le Nord. Il n'est donc pas impossible que nous assistions avec *Speolepta* à la lente évolution d'un troglophile en troglobie vrai.

***

Ce travail a été présenté à la Faculté des Sciences de Paris en vue de l'obtention d'un Diplôme d'Etudes Supérieures de Zoologie.

Que M. le Professeur Teissier, qui a bien voulu m'accueillir au Laboratoire de Zoologie de la Faculté et présider le jury, ainsi que MM. les Professeurs Possompès et Séguy et Mme Petit, qui ont accepté de faire partie de ce jury, et dont les conseils m'ont été précieux tout au long de ce travail, veuillent bien trouver ici l'expression de ma respectueuse reconnaissance.

Source : MNHN, Paris

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Bezzi (M). — Biospeologica, XX, Diptères (1re série), suivi d'un appendice sur les Diptères cavernicoles recueillis dans les Balkans par le Dr Absolon. *Arch. Zool. expér. et gén.*, 1911 (5), VIII.

Caumartin (V.) et Renault (Ph.), — La corrosion biochimique dans un réseau karstique et la genèse du « mondmilch » — *Notes Biosp.*, 1958, T. XIII, fasc. 2, p. 96.

Cheetham (C. A.). — Polylepta leptogaster in Yorks, a cave-dwelling Dipterous larva. — *Naturalist, London*, 1920, XLV, p. 189.

De Man. — *Tijdschr. voor Entom.*, 1884, XXVII, p. 137.

Edwards (F. W.) — Bristish fungus-gnats. With a revised generic classification of the family. — *Trans. ent. Soc. London*, 1925 (1924), p. 566.

Gouin (F.). — Recherches sur la morphologie de l'appareil buccal des Diptères. — *Mém. Mus. Nation. Hist. nat., N. S.*, 28 (4), pp. 167-269.

— Etudes sur l'anatomie de la tête larvaire de quelques Chironomidae (Dipt. Nematoc.), I : Les structures chironomiues. — *Ann. Soc. entom. France*, Vol. 126, 1957, pp. 106-138.

— Le Thorax Imaginal des Insectes à la lumière des travaux récents. — *Ann. Biol.*, T. 35, 1959, fasc. 7-8, pp. 269-303.

Jeannel (R). — Faune cavernicole de la France, avec une étude des conditions d'existence dans le domaine souterrain. — *Enc. Ent.*, 1926, T. VII, p. 306 (Paris, Lechevalier).

— Les Fossiles vivants des cavernes, 1949, p. 2-3 (Paris, Gallimard).

Leruth (R.). — La Biologie du Domaine souterrain et la Faune cavernicole de la Belgique. — *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belgique*, 1939, n° 87.

Schmitz (H.). — Biologisch-anatomische Untersuchungen an einer Höhlenbewohnenden Mycetophilidenlarve, Polylepta leptogaster Winn. — *Natuurhist Genootschap in Limburg Meded.*, 1913, pp. 65-96.

Séguy (E.). — Ordre des Diptères, *in* Grassé (P. P.), *Traité de Zoologie*, 1951, T. X, fasc. 1, pp. 449 et suiv., p. 587 (Paris, Masson).

— Introduction à l'étude morphologique de l'aile des Insectes. — *Mém. Mus. Nation. Hist. nat., N. S., A*, Zool., T. XXI, 1959, pp. 1-96.

Winnertz (J.). — Beitrag zu einer Monographie des Pilzmücken. — *Verh. zool.-bot. Ges.* (Wien), 1863, XIII, p. 746.

Achevé d'Imprimer le 15 Avril 1962.

Printed in France. *Le Directeur-Gérant :* Prof. E. Séguy.

Pierre André, imp., 244 boulevard Raspail, Paris, 14.
Dépôt légal : 2e trimestre 1962

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris